植 物 分 类 学 报　35(6):527~532(1997)
Acta Phytotaxonomica Sinica

水松的次生韧皮部解剖及其系统位置的讨论*

韩丽娟　　　胡玉熹　林金星
(长春师范学院，长春 130032)　(中国科学院植物研究所，北京 100093)

ANATOMY OF SECONDARY PHLOEM OF *GLYPTOSTROBUS* IN RELATION TO ITS SYSTEMATIC POSITION

Han Li-juan　　　Hu Yu-shi　Lin Jin-xing
(*Changchun Teachers College*, Changchun 130032)　(*Institute of Botany*, *Chinese academy of Sciences*, Beijing 100093)

Abstract A anatomical characters of secondary phloem in *Glyptostrobus pensilis* (Staunt.) Koch were observed by means of both light and scanning electron microscopy(SEM). The secondary phloem is composed of axial and radial systems. In the axial systems, the phloem consists of sieve cells, phloem parenchyma cells, albuminous cell and phloem fibers. In the radial systems, it consists of phloem rays. The alternate arrangement of different cells in cross section results in tangential bands. The sequence of radial arrangement follows the pattern of sieve cells, phloem parenchyma cells, sieve cells and phloem fibers, sieve cells. Many crystals of calbium oxalate are embedded in the radial walls of seive cells. The phloem fibers are of only one type. The phloem rays are homogeneous, uniseriate. According to the anatomical characters of secondary phloem of *Glyptostrobus pensilis* (Staunt.)Koch and comparison with the other genera of Taxodiaceae, *Glyptostrobus*, *Metasequoia* and *Taxodium* have close relationships.

Key words *Glyptostrobus pensilis* (Staunt.)Koch; secondary phloem; Anatomy; Systematic position

摘要 在光学显微镜和扫描电子显微镜下观察，水松茎次生韧皮部的主要特征为：韧皮部由轴向系统和径向系统组成。轴向系统由筛胞、韧皮薄壁组织细胞、蛋白细胞和韧皮纤维组成，径向系统由韧皮射线组成。在横切面上，轴向系统的各组成分子以单层切向带交替有规律的排列，其排列顺序为：筛胞-韧皮薄壁组织细胞-韧皮纤维-筛胞。筛胞的径向壁上嵌埋有草酸钙结晶，韧皮纤维仅一种类型，韧皮射线同型、单列。根据水松茎次生韧皮部的解剖研究，并与杉科其它各属的有关资料进行比较，我们认为：水松属与水杉属和落羽杉属有较近的亲缘关系。

关键词 水松；次生韧皮部；解剖学；系统位置

水松属 *Glyptostrobus* 为杉科 Taxodiaceae 单种属植物。早在白垩纪，该属植物就已出现，到了第三纪时期，不仅种类繁多，而且还广布于北半球。第四纪冰期以后，在欧洲、北

* 本项目由国家自然科学基金和中国科学院植物研究所系统与进化植物学开放研究实验室共同资助。
1997-04-28 收稿。

美洲、东亚以及我国东北部等地的水松属中绝大多数种类均已灭绝，现仅残留水松 *G. pensilis* (Staunt.) Koch 一种，分布于我国广东、福建、广西、云南、江西、四川等省区(国家环境保护局，中国科学院植物研究所，1989)，并被列为国家一级保护植物(傅立国，1991)。以往我国学者对水松的研究有：苗端(喻成鸿等，1965)，叶片(Hu & Yao, 1981；姚壁君和胡玉熹，1982)，木材(成俊卿，1958)，雌、雄配子体及胚胎发育(王伏雄，1948，1951，1954)，花粉(席以珍，1986)和染色体(李林初，1987)等，但对水松树皮细微结构的观察及其系统位置的讨论，迄今尚未见有详细的报道。本文在光学显微镜和扫描电子显微镜下，对水松茎次生韧皮部的结构进行了系统的研究，并结合杉科其它各属植物的有关资料进行比较分析，从而为阐明水松属在杉科中的系统位置提供解剖学方面的依据。

1 材料和方法

水松主干树皮样品采自 中国科学院昆明植物研究所。样品经 FAA 固定液固定，固定材料标本号为 G-397，现保存在中国科学院植物研究所生殖生物学研究室。试样经碳蜡(聚乙二醇)渗透和包埋，滑走切片机切片，切片厚度为 15～20μm，铁矾-苏木精及番红染色。半薄切片用 GMA 包埋，切片厚度 1.2～1.5 μm，希夫试剂-甲苯胺兰对染。次生韧皮部组织经 Jeffrey 离析液解离后，在光学显微镜下选取筛胞和韧皮纤维各 50 根，分别测量其长度，并计算平均值及标准误差。供扫描电镜用样品的制备：材料经各级酒精脱水后，临界点干燥，样品表面真空喷镀铂金，最后在扫描电镜下观察并照相。

2 观察结果

水松茎次生韧皮部包括轴向系统和径向系统两部分。轴向系统由筛胞、韧皮薄壁组织细胞、蛋白细胞和韧皮纤维组成；径向系统由韧皮射线组成。在横切面上，轴向系统的各组成分子多以单层切向带交替排列，其排列顺序为：筛胞-韧皮薄壁组织细胞-筛胞-韧皮纤维-筛胞(图版 1:1～2)。茎次生韧皮部各组成分子的特征分述如下：

2.1 筛胞

在横切面上，筛胞呈单层的切向带分布，并与韧皮薄壁组织细胞或韧皮纤维的切向带交替排列。在靠近形成层具功能的次生韧皮部中，筛胞多呈长方形或矩形，径向直径为 0.58～20.44 μm，切向直径为 14.60～36.50 μm。在筛胞的径向壁上，均匀分布有圆形或椭圆形的筛域，其直径为 7～16 μm。另外在筛胞径向壁上的筛域之间，嵌有许多草酸钙结晶，其结晶的形状、大小不等(图版 1:4)。在无功能的次生韧皮部中，筛胞常变为圆形、椭圆形或不规则形状。筛胞长 0.88～2.62 mm，平均为 1.90±0.35 mm。

2.2 韧皮薄壁组织细胞

在横切面上，韧皮薄壁组织细胞常呈单层切向带，并与筛胞切向带交替排列。在具功能的次生韧皮部中，这类细胞的切向直径与筛胞相近，径向直径略大于筛胞。在无功能的次生韧皮部中，韧皮薄壁组织细胞与筛胞一样膨大呈圆形或椭圆形，直径在 36.50～58.40 μm 之间。在径切面上，此类细胞为长矩形，轴向长度为58.40～113.15 μm；通常由 10～20 个细胞纵向连接成细胞束。

2.3 蛋白细胞

通常单个或 3～5 个散布在韧皮薄壁组织细胞束中，其径向壁有纹孔与筛胞相联系。在无功能的次生韧皮部中，蛋白细胞与筛胞同时被挤毁。

2.4 韧皮纤维

在横切面上，韧皮纤维一般径向排列为单层的连续切向带，偶见双层。在两条韧皮纤维切向带之间，筛胞的切向带与韧皮薄壁组织细胞的切向带有规律地交替排列。但两条韧皮纤维切向带之间的层次有所不同，一般在 1～3 层之间(图版 1:1,2)。韧皮纤维在横切面上呈长方形，切向直径为 21.17～37.23 μm，径向直径为 7.31～10.95 μm；细胞壁明显增厚，细胞腔极小。单根韧皮纤维为梭形，径向壁具单纹孔；纤维长 1.67～3.50 mm，平均为 2.53±0.37 mm。

2.5 韧皮射线

同型，多数单列，偶见双列。高 1～14 个细胞，多数 4～8 个细胞，切向长 14.61～313.92 μm。径切面上，射线薄壁组织细胞多呈方形或长方形，水平长度为 25.55～43.86 μm，高21.94～36.53 μm(图版 1:3,5)。每平方毫米含韧皮射线 25～32 条。

3 讨 论

在松杉类植物韧皮部中，各种组织细胞的分布图式，大致可分为两种类型：一类是松科 Pinaceae 植物不含韧皮纤维，仅由筛胞和韧皮薄壁细胞的切向带交替排列。另一类为松杉类其它各科植物，其韧皮纤维常排列成单层切向带，并与筛胞和韧皮薄壁组织细胞的切向带呈较规则的交互排列，此类型以杉科、柏科 Cupressaceae 和红豆杉科 Taxaceae 尤为明显(Esau, 1969)，水松次生韧皮部各种组织细胞的分布图式则隶属于这一种类型。在杉科各属中，以往曾有不少关于大量草酸钙结晶嵌埋在筛胞径向壁上的报道(马瑞君和胡玉熹，1991；胡玉熹和马瑞君，1989；Lotova, 1977；Esau, 1969；Den Outer, 1967*；Kollmann, 1965；Chang, 1954)，同样，我们也发现在水松筛胞的径向壁上具有大量的草酸钙晶体(图版 1:4)。另外，在水松周皮的结构上，虽然木栓层细胞腔中充满的棕褐色物质与杉木属、巨杉属和红杉属类同，但不象落羽杉属那样木栓细胞部分或全部硬化为厚壁细胞(Lotova, 1977)。

本文作者通过对水松茎次生韧皮部结构的详细研究，并与杉科各属的有关资料(详见：马瑞君等，1991；胡玉熹等，1989；Chang, 1954；Lotova, 1977 等)进行比较，结果如表 1 所示：水松属不仅在筛胞和韧皮纤维切向带的细胞宽度上，而且各类组织细胞在横切面上的排列图式均与水杉属和落羽杉属极为一致。

关于水松属在杉科中的系统位置，多数学者认为水松属与落羽杉属有较近的亲缘关系。例如，早在 1931 和 1932 年，日本植物学家 Hayata 根据植物的外部形态和球果结构特征，将杉科分成 6 个独立的科，即金松科 Sciadopityaceae、柳杉科 Cryptomeriaceae、落羽杉科 Limnopityaceae、台湾杉科 Taiwaniaceae、杉木科 Cunninghamiaceae 和 Tetracli-

* Den Outer R W, 1967. Histological Investigation of the Secondary Phloem of Gymnosperms. Mededelingen Landbouwhogeschool Wageningen.

naceae,其中落羽杉科仅包括水松属和落羽杉属。此后，Hida(1957)曾根据杉科球果苞鳞的发育,把杉科分为 5 个族,其中由于水松属与落羽杉属的苞鳞和珠鳞形态基本相似,在生长发育后期，珠鳞比苞鳞稍大,成熟球果的苞鳞与珠鳞又全部愈合在一起,故主张这两属同放在落羽杉族中。1962 年她又根据营养器官、生殖器官及化学成分等方面的特性,系统地比较了杉科各属的特征,最终提出了把杉科分为 4 个亚科的新分类系统,即金松亚科 Sciadopityoideae、杉木亚科 Cunninghamioideae、落羽杉亚科 Taxodioideae 和柳杉亚科 Cryptomerioideae，水松属和落羽杉属仍在同一个亚科中。Eckenwalder(1976)根据形态、结构和化学成分等 49 个性状的相似性系数，对杉科和柏科各属作了详细的比较分析,提出了杉科和柏科应合并为一个科的主张。若仅就杉科而言,可分为 7 个族(北美红杉族、水杉族、落羽杉族、柳杉族、杉木族、金松族和密叶杉族),其中水松属和落羽杉属有 28 个性征相同或相似,因此,二者同属于落羽杉族。塔赫他间(1963)依据球果中鳞片着生的状态、每一种鳞中胚珠的数目及形态、叶子及花粉等形态特征,将杉科分为 3 个族,即红杉族 Sequoieae、落羽杉族 Taxodieae 和杉木族 Cunninghamieae，水松属与落羽杉属也均包括在

表 1 杉科 9 属次生韧皮部主要结构特征的比较
Table 1 A comporison of the secondary phloem of 9 genera in Taxodiaceae

属 Genera	筛胞 Sieve cell		韧皮纤维 Phloem fiber		韧皮射线 Phloem ray		各类细胞切向带交替排列图式* The pattern of alternative arrangement of tangential layers of various cells
	切向带(细胞宽) The tangential layers(width of the cell)	长度 Length (mm)	切向带(细胞宽) The tangential layers(width of the cell)	长度 Length (mm)	高度(细胞数) Height (The number of cells)	条数 The number of twig (mm^2)	
柳杉属 *Cryptomeria*	3	2.02 (1.38~2.76)	1~3	2.33 (1.50~2.88)	1~27	30~63	3S+1P(7~9)+1S +(1~3)F(3~5)
杉木属 *Cunniaghamia*	3	1.96 (1.62~2.44)	1~2	2.19 (1.56~3.36)	1~14	43~55	3S+1P(3~5)+1S +(1~2)F(2~4)
水松属 *Glyptostrobus*	1	1.90 (0.88~2.62)	1	2.50 (1.67~3.50)	1~14	25~32	1S+1P+1 S +1F(1)
水杉属 *Metasequoia*	1	2.24 (1.92~2.64)	1	2.83 (1.44~3.96)	1~33	33~40	1S+1P+1S +1F(1)
日本金松属 *Sciadopitys*	1~4	1.65 (1.32~1.92)	1~5	1.92 (1.50~2.40)	1~12	29~39	(1~4)S+1P(1~4) +1S+(1~5)F(1)
台湾杉属 *Taiwania*	1	2.27 (1.80~2.88)	1~2	3.18 (2.04~4.44)	1~74	26~31	1S+1P(1~3) +1S+(1~2)F(1)
落羽杉属 *Taxodium*	1	1.93 (1.44~2.64)	1	2.23 (1.32~3.24)	1~27	48~56	1S+1P+1S +1F(1)
巨杉属 *Sequiadendron*	1	0.60 (0.50~0.70)	1	1.30 (0.80~1.80)	3~10	35~42	1S+1P(1~3) +1S+1F
红杉属 *Sequoia*	1~2	0.70 (0.50~1.00)	1	2.16 (1.40~3.27)	5~16	28~39	(1~2)S+1P +1S+1F(1~3)

* (1) S——筛胞，P——韧皮薄壁组织细胞(包括蛋白细胞),F——韧皮纤维；
(2)各类细胞前面的数字表示切向带的细胞宽，P 和 F 后面的数字代表周期数。

落羽杉族中。王伏雄(1948) 在研究了水松早期胚胎发生后指出，水松属与落羽杉属在胚胎发育的特征上极为相似。从杉科的细胞分类和系统演化看，李林初(1989)认为水松属与落羽杉属的染色体基数、平均臂比都小于2及核型类型均为1A等特点，此2属的亲缘关系应较接近，并在杉科中处于中等进化水平。另外，席以珍(1986)根据杉科花粉的乳头状突起和花粉外壁的超微结构特征看，水松属不仅与落羽杉属相近，而且还与水杉属、杉木属、红杉属和柳杉属等属也较相近。Hu 和 Yao(1981)观察了水松叶片中转输管胞成团位于维管束左右两侧，管胞次生壁以螺纹加厚为主，兼有网纹、梯纹和具缘纹孔，此等转输组织属于红豆杉型，在杉科中同属该类型的还有落羽杉属、水杉属和红杉属。最近，于永福(1994)以外部形态为依据，并综合其它各学科的研究资料对杉科进行了分支分析和表征分析，结果提出了除金松属独立成科外，杉科其余各属可分为5个族，其中落羽杉族仅包含水松属与落羽杉属。然而，值得注意的是，喻诚鸿等(1965)从水松苗端结构的研究表明，水松属与红杉属的亲缘关系最接近，而落羽杉属则与水杉属较为密切，从而否定了水松属与落羽杉属之间有较近亲缘关系的看法。不过从茎次生韧皮部的结构比较观察，水松属与落羽杉属和水杉属不仅筛胞和韧皮纤维的切向带均为一个细胞宽，而且各类组织细胞在横切面上的排列图式也极为一致(详见表1)。因此我们同意上述大多数学者的意见，即水松属与落羽杉属及水杉属有较近的亲缘关系。

参 考 文 献

于永福，1994. 杉科植物的分类学研究. 植物研究，4(14)：369～384

马瑞君，胡玉熹，1991. 金松茎次生韧皮部的解剖. 武汉植物学研究，9(3)：224～228

王伏雄，1951. 水松的配子体. 植物学报，1(1)：8～17

王伏雄，1954. 水松后期胚胎的发育. 植物学报，2(4)：470～475

成俊卿，1958. 中国裸子植物材的解剖性质与用途. 北京:中国林业出版社

李林初，1987. 水松的细胞学研究. 广西植物，7：101～106

李林初，1989. 杉科的细胞分类学和系统演化研究. 云南植物研究，11(2)：113～131

国家环境保护局，中国科学院植物研究所，1989. 中国珍稀濒危植物. 上海:上海教育出版社

胡玉熹，马瑞君，1989. 中国特有裸子植物的解剖，2. 秃杉. 植物分类学报，27(2)：96～104

席以珍，1986. 杉科植物花粉形态的研究. 植物研究，6(3)：127～136

姚壁君，胡玉熹，1982. 松柏类植物叶子的比较解剖观察. 植物分类学报，20(3)：275～294

塔赫他间著，匡可任等译，1963. 高等植物(Ⅰ). 北京:科学出版社

喻成鸿，陈泽濂，1965. 水松苗端的结构. 植物学报，13(1)：39～42

傅立国，1991. 中国植物红皮书(第一册). 北京:科学出版社

Chang Y P, 1954. Bark Structure of North American Conifers. US Dept of Agric Tech Bull, No. 1095

Eckenwalder J E, 1976. Re-evaluation of Cupressaceae and Taxodiaceae: A proposed merger. Madrono, 23 (5): 237～256

Esau K, 1969. The Phloem. Handbuck der Pflanzenanatomie. Band 5, Teil 2. Berlin: Gebrüder Borntraeger, 245～247

Hayata B, 1931. The Sciadopityaceae represented by *Sciadopitys verticillata* Sieb. et Zucc., an endemic species of Japan. Bot Mag(Tokyo), 45: 567～569

Hayata B, 1932. Taxodiaceae should be divided into several distinct families. Bot Mag(Tokyo), 46: 24～27

Hida M, 1957. The comparative study of Taxodiaceae from the stand point of the development of the cone scale. Bot Mag(Tokyo), 70: 44～51

Hida M, 1962. The systematic position of *Metasequoia*. Bot Mag(Tokyo), 75: 316～323

Hu Y S, Yao B J, 1981. Transfusion tissue in gymnosperm leaves. Bot J Linn Soc, 83:263～272

Kollmann R, 1965. Localization of the functioning sieve cells in the secondary phloem tissus of *Metasequoia glyptostroboides*. Planta, 65(2): 173～179

Lotova L I, 1977. The anatomy of the annual sprouts and secondary phloem in Taxodiaceae. Vestn Mosk Univ ser Biol, 1977(4): 21～29

Wang F H, 1948. The early embryogeny of *Glyptostrobus*. Bot Bull Acad Sinica, 2:1～8

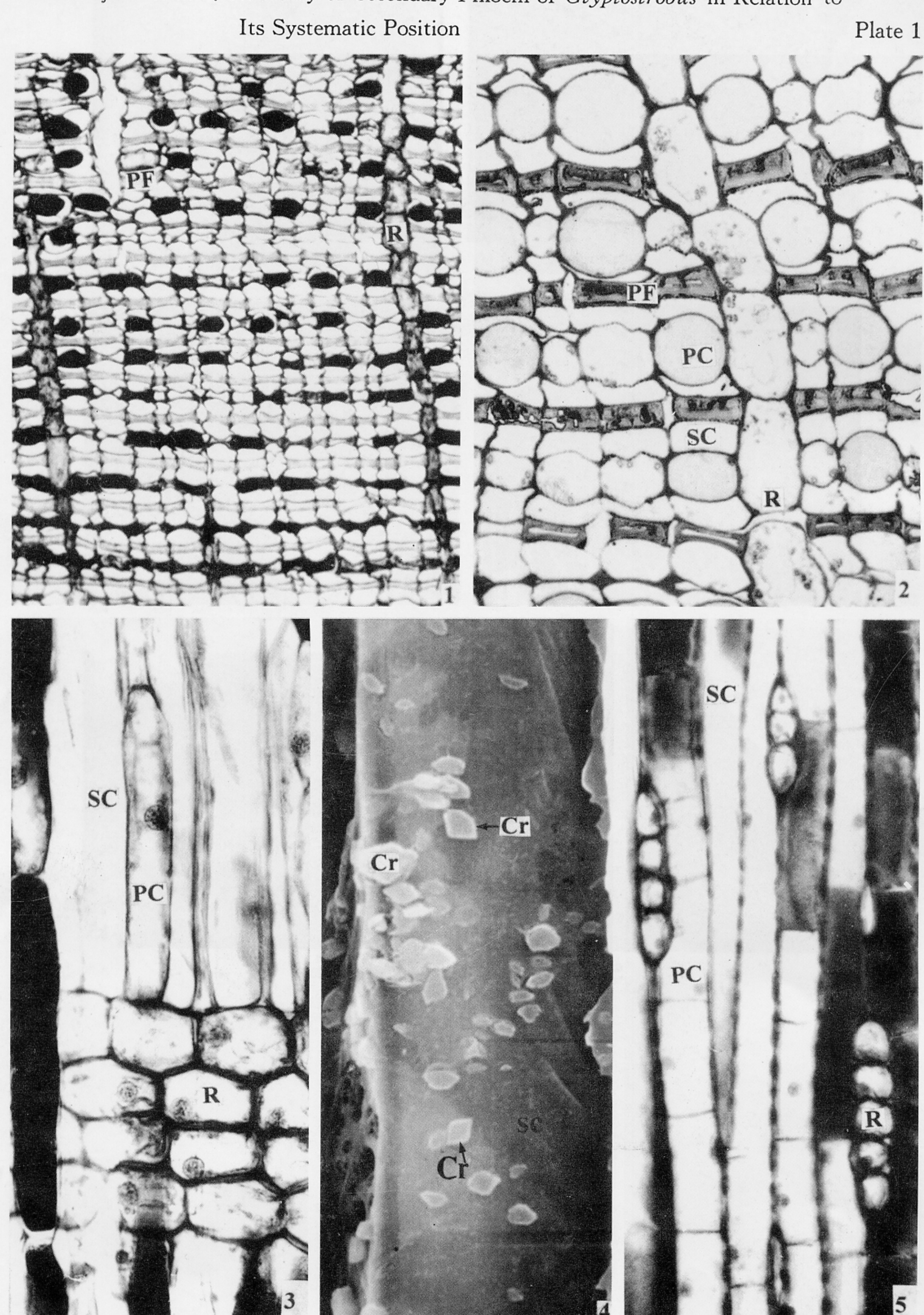
图版说明 Explanation of plates

Cr：草酸钙结晶．PC：韧皮薄壁组织细胞．PF：韧皮纤维．SC：筛胞．R：韧皮射线

图版1 水松次生韧皮部的结构特征 1～2．次生韧皮部横切面的一部分，(1．×150，2．×380)；3．次生韧皮部径切面的一部分，×300；4．次生韧皮部径切面的扫描电镜照片，示筛胞壁上的草酸钙结晶，× 2000 ；5．次生韧皮部切向切面的一部分，× 220 ．

Cr：Crystal．PC：Phloem parenchyma cell．PF：Phloem fiber．R：Phloem ray．SC：Sieve cell．

Plate 1 Structural characters of secondary phloem in *Glyptostrobus pensilis* 1～2．A portion of cross section of secondary phloem，(1．×150；2．×380)；3．A portion of radial section of seondary phloem，×300；4．SEM of radial section of seondary phloem，showing the crystals of sieve cell wall，×2000；5．A portion of tangential section of seondary phloem．×220 ．



See explanation at the end of text